

Diversidad taxonómica y funcional de briófitos en diferentes coberturas de un bosque seco tropical, Córdoba-Colombia.

Taxonomic and functional diversity of bryophytes in different covers of a Tropical Dry Forest, Córdoba-Colombia.

Liliana Peñate Pacheco^{1*}; Merly Yenedith Carrillo-Fajardo^{1,2} (MSc); Jorge Enrique Gil-Novoa²(MSc).

¹ Universidad de Córdoba, Facultad de Ciencias Básicas. Departamento de Biología, Grupo de Investigación Biodiversidad Unicórdoba, Montería, Colombia.

² Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, Facultad de Ciencias, Escuela de Biología, Grupo de Investigación Sistemática Biológico-SisBio, Av. Central Norte, Tunja, Colombia;

*Correspondencia: lpenatepacheco@correo.unicordoba.edu.co

Resumen. Las alteraciones en la estructura forestal provocan cambios en las condiciones microclimáticas que inciden sobre la diversidad taxonómica y funcional de organismos sensibles como los briófitos; en consecuencia, pueden incidir sobre los procesos ecológicos que estos organismos realizan y sus respuestas frente a los nuevos entornos. **Objetivo.** Caracterizar la brioflora en diferentes coberturas (Sistema silvopastoril (SSP) bosque de galería (BG) y vegetación secundaria alta (VSA)) de un Bosque Seco Tropical y los grupos funcionales asociados a la regulación hídrica. **Materiales y métodos.** Se realizaron tres transectos de 100 x 10 m y recorridos libres en cada cobertura, con registro de humedad, radiación solar y tipo de sustrato. Se midieron los rasgos funcionales asociados a la regulación hídrica como ancho del tallo, largo y ancho de los filidios, presencia de hojas con bases amplexantes, hialodermis e imbricado de los filidios. **Resultados.** Se registran 19 especies, 15 en VSA y 14 tanto en BG como en SSP. Las familias más ricas son Fissidentaceae y Lejeuneaceae. Los sustratos con mayor riqueza son el epifito-cortícola y materia orgánica en descomposición. Se identificaron seis grupos funcionales, los cuales están presentes en todos los hábitats, con excepción del grupo funcional tres (GF3) que no se registró en BG. **Conclusiones.** La disponibilidad de sustratos para los briófitos en las diferentes coberturas, muestra similitud, excepto la ausencia del epilítico en BG, que contrasta con la predicción planteada, que en coberturas con alta luminosidad y baja humedad (SSP), la disponibilidad de microhábitats (sustratos) sería menor y por ende su diversidad, lo cual tampoco se dio porque la diversidad no presenta

variación significativa en las coberturas ($p=1$), por otra parte, la riqueza de grupos funcionales asociados a la regulación hídrica varía entre las coberturas. En SSP la riqueza es menor respecto a VSA y mayor a BG, por ende, los resultados no evidencian con claridad que las coberturas con mayor radiación solar y menor humedad presenten menor riqueza, pero si menor frecuencia y variación en la composición, principalmente comparado con BG.

Palabras claves. Brioflora, sustratos, rasgos funcionales, microclima.

Abstract. The alterations in the forest structure cause changes in the microclimatic conditions that affect the taxonomic and functional diversity of sensitive organisms such as bryophytes; Consequently, they can influence the ecological processes that these organisms carry out and their responses to new environments. Objective. Characterize the brioflora in different covers (silvopastoral system (SSP) gallery forest (BG) and high secondary vegetation (VSA)) of a Tropical Dry Forest and the functional groups associated with water regulation. Materials and methods. Three 100 x 10 m transects and free runs were made in each coverage, with humidity, solar radiation and type of substrate recorded. Functional traits associated with water regulation were measured, such as stem width, length and width of the filidia, presence of leaves with amplexing bases, hyalodermis and imbricated filidia. Results. 19 species are recorded, 15 in VSA and 14 in both BG and SSP. The richest families are Fissidentaceae and Lejeuneaceae. The richest substrates are epiphyto-corticola and decomposing organic matter. Six functional groups were identified, which are present in all habitats, with the exception of functional group three (GF3) that was not recorded in BG. Conclusions. The availability of substrates for the bryophytes in the different coverages shows similarity, except for the absence of the epilithic in BG, which contrasts with the prediction, that in coverages with high luminosity and low humidity (SSP), the availability of microhabitats (substrates) it would be lower and therefore its diversity, which was not the case either because the diversity does not present significant variation in the coverage ($p = 1$), on the other hand, the richness of functional groups associated with water regulation varies between the coverage. In SSP, the richness is lower with respect to VSA and higher than BG, therefore, the results do not clearly show that the coverage with greater solar radiation and less humidity present less richness, but if less frequency and variation in composition, mainly compared to BG.

Keywords. Bryoflora, substrate, functional traits, microclimate.

INTRODUCCIÓN. Los briófitos constituyen un importante componente de los ecosistemas boscosos, no solo en términos de diversidad sino también por el papel funcional que desempeñan (1); a pesar de ello, la mayor parte de los estudios se han enfocado en temas taxonómicos y sistemáticos, tratando en menor proporción, factores como la complejidad del hábitat y los procesos ecológicos en los que participan estos organismos (2, 3). La morfología de estas plantas les permite captar y almacenar cantidades significativas del agua proveniente de la lluvia que son retenidas por formaciones compactas de briófitos que la guardan, y en épocas de menor suministro la van liberando de acuerdo con los requerimientos de la comunidad biótica, debido a ello, los briofitos son fundamentales en el proceso de regulación hídrica (4, 5).

La regulación hídrica es un factor importante para el equilibrio de las dinámicas en los bosques secos tropicales, debido a que las precipitaciones en dichos ecosistemas no superan los 2000 mm anuales y conlleva a que, las especies que lo constituyen tengan rasgos con atributos adaptados a periodos secos (6, 7).

Actualmente, los bosques secos tropicales son mosaicos dominados por una matriz de sistemas agrícolas y ganaderos, representados principalmente por fragmentos de tamaño pequeño (< 25 Ha) en estados sucesionales tempranos, parcial o totalmente aislados (6), como consecuencia, especies sensibles a las variaciones del hábitat se ven afectadas significativamente (8, 9, 10). La fisiología de los briófitos está fuertemente relacionada con la humedad, la radiación solar y la temperatura (2), por lo que, cambios en las condiciones microclimáticas producidas por las alteraciones del hábitat, afectan su distribución, estructura y composición florística (11).

Un nuevo enfoque que complementa el entendimiento de los ecosistemas, es el uso de la diversidad taxonómica y funcional; esta última, permite agrupar las especies a partir de sus rasgos funcionales (grupos funcionales), ya que estos, están influenciados directamente por factores bióticos y abióticos, de manera que, proporcionan información útil sobre la respuesta de los organismos a los cambios ambientales y el efecto que tiene sobre los procesos ecosistémicos. Es por esto, que agrupar las especies por las características funcionales que definen sus roles en el ecosistema, es una prioridad, además de relevante para la evaluación de los procesos ecológicos (12, 13).

En Colombia, las investigaciones sobre brioflora del bosque seco son escasas (14) y se concentran principalmente en coberturas boscosas y gradientes altitudinales (15, 16, 17); de manera que el presente estudio tiene como objetivo caracterizar la brioflora en diferentes coberturas de un bosque seco tropical: bosque de galería, vegetación secundaria alta y sistema silvopastoril y los grupos funcionales asociados a la regulación hídrica, ya que la riqueza y composición de especies podría variar en hábitats donde la estructura forestal y el microclima hayan sido alterados como consecuencia de la transformación del bosque (18).

MATERIALES Y MÉTODOS.

Área de estudio. El trabajo se realizó en el departamento de Córdoba (Colombia), al suroccidente del municipio de Montería, entre las coordenadas 08°30'37.1"N y 076°06'12.9"W (Fig. 1), a una altitud de 65 msnm. Presenta topografía plana con algunas áreas de montaña y pertenece a la zona de vida de bosque seco tropical, caracterizado por un clima cálido tropical con temperatura media de 28°C, precipitación anual estimada de 1300 mm, con patrón de distribución unimodal que presenta época lluviosa de abril a noviembre y época seca de diciembre a marzo (19,20).

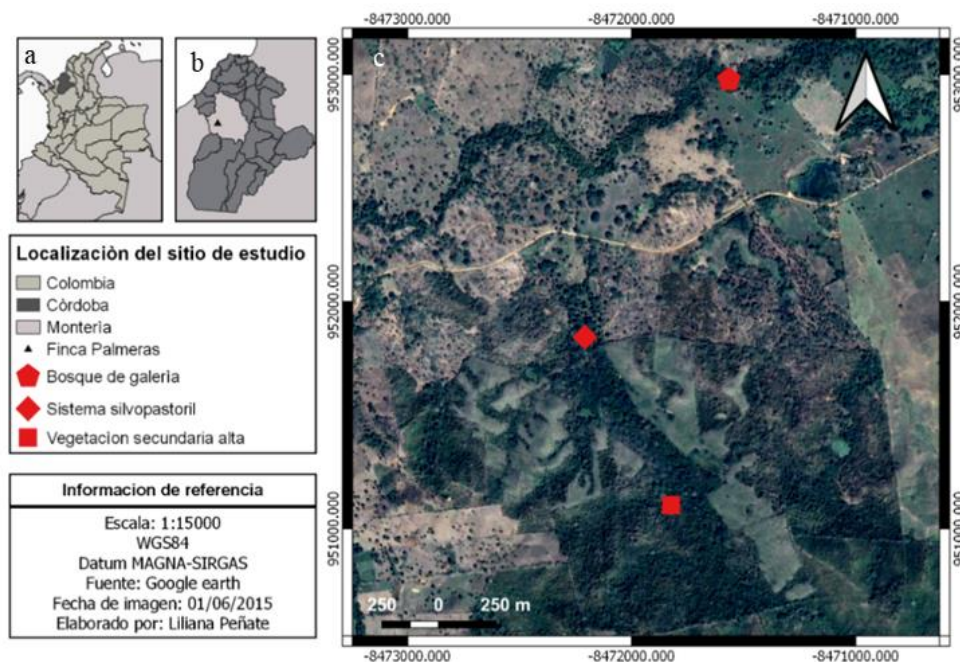


Figura 1. Localización geográfica del área y localidades de estudio en la finca Las Palmeras del municipio de Montería en Córdoba-Colombia. A.

Colombia (sur América). B. Montería- Córdoba. C. Finca Las palmeras (bosque de galería, sistema silvopastoril y vegetación secundaria alta).

Coberturas vegetales. El paisaje predominante en el área de estudio constituye un sistema agropecuario que favorece el establecimiento de bosques secundarios y en combinación con la vegetación primaria remanente forman un mosaico de hábitats con diversos tipos de cobertura vegetal. Para este proyecto, se seleccionaron tres, basadas en la leyenda nacional de coberturas de la Tierra (21): bosque de galería (BG), sistema silvopastoril (SSP) y vegetación secundaria alta (VSA).

Bosque de galería. Formación vegetal en etapas de sucesión mixta con más de 25 años sin intervención antrópica fuerte, dominado por especies como *Albizia saman* (Jacq.) F. Muell, *Guazuma ulmifolia* Lam, *Brownea ariza* Benth y *Tabebuia rosea* (Bertol.) DC, con alturas entre 10-15m, dosel parcialmente cerrado debido a la alta abundancia de lianas.

Sistema silvopastoril. Pastizales caracterizados por la alta densidad de árboles producto de la vegetación natural remanente, intervención antrópica y regeneración natural, dominado por las especies *Maclura tinctoria* (L.) D. Don ex Steud, *Hura crepitans* L. y *A. saman* en el estrato arbóreo (15-25m de altura) y las familias Poaceae, Lamiaceae y Urticaceae en el estrato herbáceo (1.5m).

Vegetación secundaria alta. Formación de bosque secundario en diferentes etapas de sucesión, con poca evidencia de intervención antrópica en los últimos 25 a 30 años. Abarca una superficie total de 28 ha, dominado por las familias Fabaceae, Bignoniaceae, Urticaceae, Simaroubaceae y Malvaceae, distribuidas entre los estratos arbóreos, arbustivos y herbáceos con alturas que varían entre 8 y 25m.

Métodos. Los muestreos se realizaron entre los meses de mayo y julio de 2019; periodo correspondiente a la época de lluvias y de transición denominado localmente como veranillo de San Juan. Se realizaron seis salidas de campo con una duración de cuatro días cada una. Se establecieron tres transectos de 100 x 10 m por cobertura vegetal y en cada uno se identificaron y describieron los sustratos de acuerdo al sustrato en el que se encontraron los briófitos, teniendo en cuenta la clasificación de sustratos propuesta por Aguirre (2008) (5), en epilíticos, epífito-cortícolas, terrestres (suelos) y materia orgánica en

descomposición, además, se hicieron recorridos libres con el fin de abarcar otras zonas y complementar la caracterización de briófitos.

Para el muestreo de los briófitos epífitos se seleccionaron cuatro árboles maduros (fustes gruesos, corteza rugosa y fisonomía similar); la recolección se realizó en la zona 1 del forofito (22), el cual se subdividió en tres zonas: raíces aflorantes, 0 cm-50cm y 50,01cm - 200cm; esto con el fin de determinar si existía una zonificación vertical de los briófitos. Los sustratos suelo, roca y madera en descomposición fueron muestreados completamente.

Cada muestra fue depositada en bolsas de papel. Posteriormente, se procedió al secado de las muestras mediante exposición al ambiente, el material seco se identificó a través de claves taxonómicas como: Churchill y Linares (1995), Uribe y Aguirre (1997), Reese (1993), Gradstein y Uribe (2011), Pursell (2007), Gradstein (1994). También se consultaron las bases de datos en línea del Missouri Botanical Garden (<http://www.tropicos.org/>) y del catálogo de plantas y líquenes de Colombia (<http://catalogoplantasdecolombia.unal.edu.co>).

Con el fin de establecer las diferencias microclimáticas entre las coberturas se realizaron mediciones de humedad y luminosidad para cada una de ellas, a través de una estación meteorológica Data Loggin Station Hobo U30, ubicadas en cada una de las coberturas, los registros se tomaron a las 9:00 am durante tres días consecutivos.

Para la medición y descripción de los rasgos funcionales asociados a la regulación hídrica, se tomaron cinco ramets por colonia, y para cada especie el número máximo de colonias fueron cinco. Los rasgos cuantitativos medidos con la ayuda del software Image J ver. 1.52 (23) fueron: largo y ancho de filidios (cinco de cada ramet) y ancho del tallo, y los cualitativos descritos mediante observación directa a través de estereoscopio y microscopio, fueron: hialodermis, base amplexante, e imbricación de los filidios, en este último caso se tomaron como rasgos categóricos de presencia-ausencia (Anexo 1).

Análisis de los datos

Diversidad taxonómica. Los datos obtenidos a partir de la determinación de los ejemplares fueron tabulados, evidenciando el número de familias, géneros y especies de briófitos y los sustratos en los que se encontraron, dentro de cada cobertura. La completitud del muestreo, se evaluó a través de curvas de interpolación/ extrapolación

basadas en la cobertura y tamaño de la muestra (número de registros) según lo propuesto por Chao et al (2014) (24). El análisis se hizo con el paquete iNEXT online (25).

Para estimar la diversidad verdadera se tuvo en cuenta la abundancia, medida como el número de registros de cada especie en cada cobertura. Se elaboraron curvas de interpolación (rarefacción) y extrapolación (R/E), basadas en los tres primeros números de Hill: riqueza efectiva (0D), exponente de la diversidad de Shannon (1D) y el inverso del índice de Simpson (2D) (24), utilizando el paquete estadístico iNEXT (26). La diversidad β se calculó mediante el índice de similaridad de Jaccard en el programa Infostat (27).

Para el análisis de los datos ecológicos se elaboró un gráfico de barras con el número de especies de briófitos por sustratos dentro de cada una de las coberturas vegetales estudiadas. Por otra parte, se realizó un análisis de correspondencia canónica para evidenciar las asociaciones entre las variables ambientales, las coberturas y las especies registradas, utilizando el programa Fitopac 2 (28).

Diversidad funcional. Los datos obtenidos a partir de la medición de los rasgos funcionales, fueron tabulados, se definieron los grupos funcionales de manera general y en cada una de las coberturas, a través de un análisis de conglomerados, agrupando a las especies de briófitos según su similitud, mediante el método de agrupamiento de Ward y la distancia de Gower para datos cualitativos y cuantitativos.

Para determinar si existen diferencias entre los grupos funcionales (GFs) con respecto a los rasgos cuantitativos largo y ancho del filidio y ancho del tallo, se realizó un análisis de varianza multivariado (MANOVA); la prueba estadística de Wilks y la prueba de vectores medios de Hotelling ($\alpha=0.05$). Para corroborar los resultados obtenidos del MANOVA, se utilizó un análisis discriminante (AD) que describe las relaciones entre dos o más grupos (en este caso los GFs). Además, permite establecer la relación entre rasgos y GFs, a fin de determinar qué rasgos son los que tienen más peso discriminante en la diferenciación de los grupos.

En cuanto a las variables categóricas hialodermis, base amplexante e imbricación de los filidios, se realizó un análisis de tablas de contingencia con el estadístico χ^2 para comprobar si existen asociaciones entre las categorías de rasgo y los GFs; posteriormente se graficaron las relaciones a través de un biplot obtenido mediante un análisis de correspondencia

múltiple (ACM). Por último, se realizó un gráfico de frecuencias para determinar cómo varía la frecuencia relativa de los grupos funcionales en las coberturas. Todos los análisis y gráficos fueron realizados en el programa Infostat (27).

Resultados. Se registraron 19 especies de briófitos, agrupadas en 11 géneros y 8 familias (Tabla 1), el 21% son hepáticas y el 79% musgos. Con ocho especies, Fissidentaceae (8) es la familia más rica, seguida de Lejeuneaceae (3) y Calymperaceae (2). Los géneros mejor representados son *Fissidens* y *Lejeunea* con ocho y dos especies respectivamente. Los briófitos identificados en este estudio se registran por primera vez para el departamento de Córdoba y tres son nuevos registros para la costa Caribe colombiana: *Fissidens dissitifolius*, *Bryum renauldii* y *Acrolejeunea emergens*.

Fissidens aff. *curvatus* es la especie de musgo más frecuente (30.1%), seguido de *F. submarginatus* (13.2%) y *Calymperes palisotii* (12.5%), mientras que *F. stereei*, *F. inaequalis* y *Sematophyllum* sp. (0.7%) son las especies con menos registros. Para el caso de las hepáticas, *Lejeunea trinitensis* es la especie más frecuente dentro de las coberturas (42.9%), mientras que *Acrolejeunea emergens* es la menos frecuente (8.6%).

La completitud del muestreo de briofitos fue de 88%, 92% y 94% para bosque de galería, sistema silvopastoril y vegetación secundaria alta respectivamente, indicando que el muestreo fue representativo en todos los casos (Fig. 2).

Tabla 1. Listado y distribución de las especies de briófitos en las diferentes coberturas y sustratos de estudio.

GRUPO	FAMILIA	ESPECIE	BG	SSP	VSA	EPÍFITO-CORTÍCOLA	MATERIA ORGÁNICA	EPILÍTICO	TERRESTRE
Musgo	Bryaceae	<i>Bryum renauldii</i> Röhl.	-	X	X	X	-	x	-
	Calymperaceae	<i>Octoblepharum albidum</i> Hedw.	X	-	-	X	-	-	-
		<i>Calymperes palisotii</i> Schwägr.	X	X	X	X	X	-	-
		<i>Fissidens angustifolius</i> Sull.	X	X	X	X	X	X	X
		<i>Fissidens</i> aff. <i>curvatus</i> Hornsch.	X	X	X	X	X	X	X
		<i>Fissidens dissitifolius</i> Sull.	X	X	X	X	X	-	X
		<i>Fissidens stercorarii</i> Grout. **	X	-	-	X	-	-	-
	Fissidentaceae	<i>Fissidens submarginatus</i> Bruch.	X	X	X	X	-	-	X
		<i>Fissidens zollingeri</i> Mont.	X	X	X	X	X	-	X
		<i>Fissidens</i> aff. <i>crispus</i> Mont.	-	X	X	X	X	X	-
		<i>Fissidens</i> aff. <i>inaequalis</i> Mitt. **	-	-	X	X	-	-	-
	Pottiaceae	<i>Hyophila involuta</i> (Hook.) A. Jaeger.	X	X	X	X	-	X	X
		<i>Entodontopsis leucostegia</i> (Brid.) W.R. Buck y Ireland.	-	X	X	X	X	X	-
	Stereophyllaceae	<i>Eulacophyllum culteliforme</i> (Sullivant) W.R. Buck y Ireland.	-	X	X	X	-	X	-
		<i>Sematophyllum</i> sp. (Hedw.) Mitt. *	X	-	-	X	-	-	-
	Sematophyllaceae	<i>Acrolejeunea emergens</i> (Mitt.) Steph.	X	X	-	X	X	-	-
		<i>Lejeunea trinitensis</i> Lindenb.	X	X	X	X	X	-	X
	Lejeuneaceae	<i>Lejeunea</i> sp. Lib. **	X	X	X	X	X	X	-
		<i>Frullania</i> sp. Raddi. **	X	-	X	X	X	-	-
	Frullaniaceae								
Nº total de especies			14	14	15	19	11	8	7

BG= Bosque de Galería, SSP= Sistema Silvopastoril, VSA= Vegetación Secundaria Alta. X= presencia - =Ausencia.
Especies muestreadas exclusivamente mediante el método de recorrido libre (*) y transectos (**)

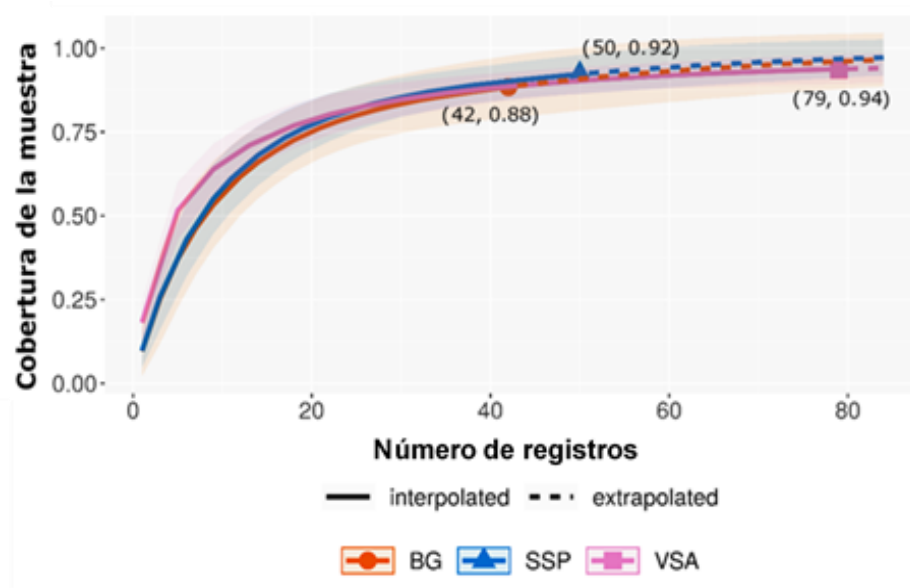


Figura 2. Completitud del muestreo de briófitos en cada cobertura vegetal. La zona sombreada señala los intervalos de confianza al 95 %. Los números entre paréntesis son el tamaño y cobertura de la muestra estimada.

Diversidad verdadera. Los registros de briófitos en bosque de galería, sistema silvopastoril y vegetación secundaria alta son 42, 50 y 79 respectivamente. El número efectivo de especies de briofitos es similar en las tres coberturas para todos los órdenes de diversidad (q_0 , q_1 y q_2), lo cual es evidente por la superposición de los intervalos de confianza (95%) (Fig. 3).

La riqueza de briófitos (q_0) para vegetación secundaria alta es de 15, mientras que, para bosque de galería y sistema silvopastoril es de 14 (Fig. 3a). La diversidad de especies de briófitos medianamente abundantes (q_1) indica que el bosque de galería (10.64) y sistema silvopastoril (10.65) son 1.30 veces más diversos que vegetación secundaria alta (8.18) (Fig. 3b). De igual manera, los valores para el inverso del índice de Simpson (q_2) muestran que, vegetación secundaria alta presenta el menor número de especies dominantes (5.22), lo que difiere parcialmente de bosque de galería (8.48) y sistema silvopastoril (8.68) (Fig. 3c).

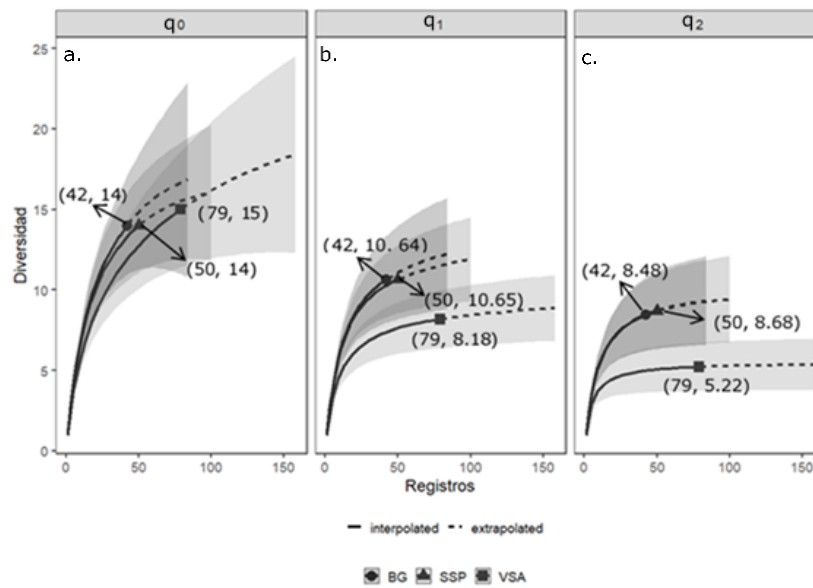


Figura 3. Diversidad de briófitos en tres coberturas (BG, SSP y VSA) de un bosque seco tropical, con base en los números de Hill. Los números entre paréntesis son el tamaño y el número efectivo de especies para cada muestra de referencia, y las bandas corresponden al intervalo de confianza (95%).

Diversidad beta. La composición florística de briófitos en las coberturas evaluadas es similar, SSP y VSA presentan los niveles más altos de similaridad con un 81.3% y 13 especies compartidas, mientras que BG y VSA presentan los valores más bajos con un nivel de similitud de 52.6% y nueve especies compartidas (Fig. 4).

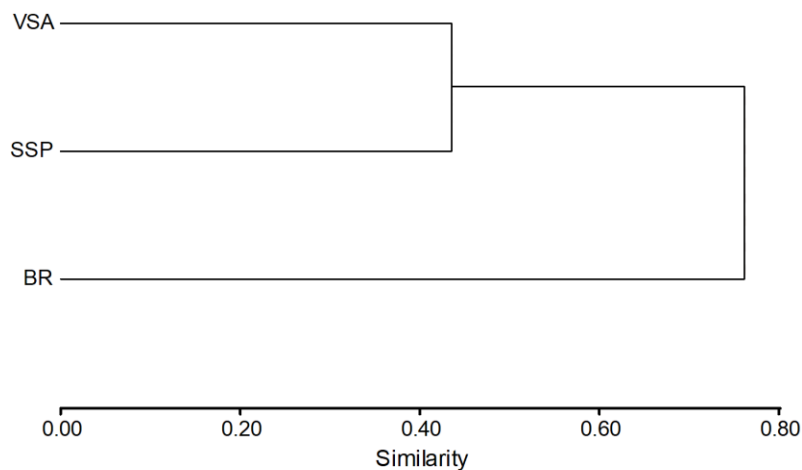


Figura 4. Similaridad de la composición de briófitos en tres coberturas de un bosque seco tropical en Córdoba-Colombia.

Distribución por sustratos. Las especies de briófitos colonizan mayoritariamente el sustrato epífito-cortícola (19 especies), siendo más comunes sobre las raíces aflorantes (16) y la parte inferior del tallo (0-50 cm) (13); para los briófitos, la materia orgánica en descomposición también provee un importante sustrato, siendo el segundo con mayor número de especies (11), seguido de epilítico (8) y suelo (7). Cuatro especies están restringidas en un tipo de sustrato (epífito-cortícola), mientras que 13 colonizan entre dos y tres tipos, y solo dos se distribuyen en todos (Tabla 1).

Los briófitos registrados en sistema silvopastoril se distribuyen en todos los sustratos, siendo el epífito-cortícola el más utilizado con 13 especies, seguido de materia orgánica en descomposición (4), terrestre y epilítico (3 cada uno) (Fig. 5). *F. submarginatus* (28%) y *Fissidens* aff. *curvatus* (15%) son las especies epífito-cortícolas más frecuentes; en materia orgánica en descomposición son *Acrolejeunea emergens*, *Fissidens* aff. *crispus* y *Fissidens* aff. *curvatus* (25%), mientras que en suelo son *F. angustifolius*, *F. zollingeri* y *Fissidens* aff. *curvatus* (33%) y en epilítico *E. leucostega*, *E. culteliforme* y *H. involuta* (33%).

En la cobertura bosque de galería se encontraron 14 especies de briófitos, distribuidos en todos los sustratos, a excepción del epilítico donde no hay registros; el sustrato más utilizado es el epífito cortícola con 12 especies, seguido de materia orgánica en descomposición (3) y suelo (3) (Fig. 5). Los briófitos epifitos más frecuentes son: *Calymperes palisotii* (29%) y *Lejeunea* sp. (14%), mientras que en materia orgánica en descomposición es *F. angustifolius* (50%) y en suelo *F. zollingeri*, *F. dissitifolius* y *F. submarginatus* (33%).

En vegetación secundaria alta se registraron 15 especies de briófitos, de los cuales 10 utilizan el sustrato epífito cortícola, seguidos de materia orgánica en descomposición (7), epilítico (7) y terrestre (4) (Fig. 5). Las especies epífito cortícolas más frecuentes fueron *Fissidens* aff. *curvatus* (32%) y *L. trinitensis* (21%); en materia orgánica en descomposición *Fissidens* aff. *curvatus* (33%), en epilítico *H. involuta* (29%) y *Fissidens* aff. *curvatus* (29%) y en suelo *Fissidens* aff. *curvatus* (75%).

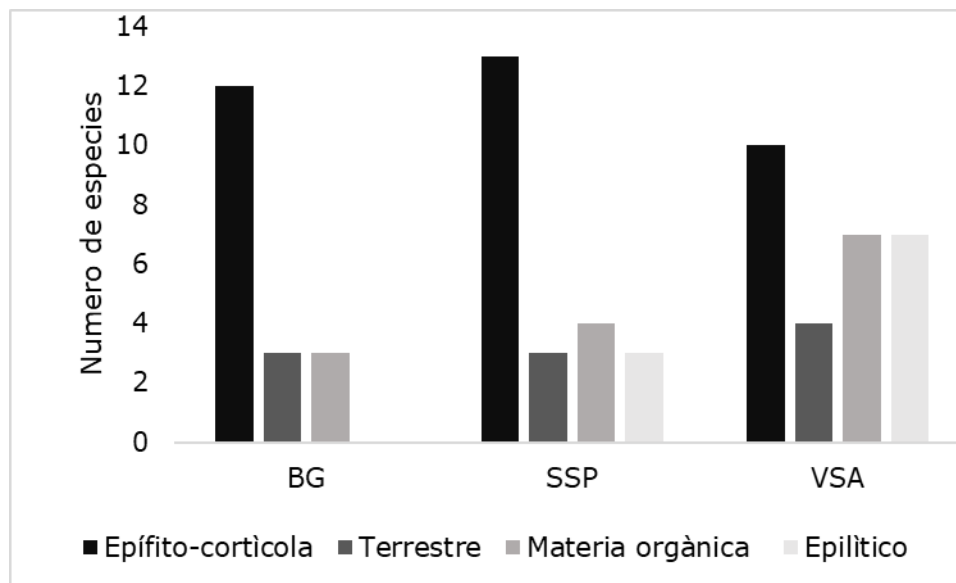


Figura 5. Distribución de las especies de briófitos por sustratos dentro de cada una de las coberturas vegetales estudiadas.

Variables ambientales. Las variables microclimáticas no difieren significativamente entre las coberturas, sin embargo, se puede observar que sistema silvopastoril presenta los valores más altos de radiación solar y los más bajos de humedad relativa, por el contrario, vegetación secundaria alta y bosque de galería representan las coberturas más sombreadas y húmedas (Tabla 2).

Tabla 2. Valores de las variables microclimáticas medidas en las coberturas de estudio y Análisis de la Varianza multivariado (Lawley-Hotelling).

Coberturas	Radiación solar (RS)	Humedad relativa (HR)	P (> 0.999)
SSP	115.633	89.167	A
BG	32.724	90.533	A
VSA	25.633	95.600	A

En la Figura 6 se representan las relaciones entre las especies de briófitos, las variables microclimáticas y las coberturas de estudio. Según el test de permutación de Monte Carlo, entre las especies de briófitos y las variables ambientales no existe una correlación lineal significativa ($p=1$). Sin embargo, se muestran ciertas agrupaciones en el gradiente ambiental

creado por los dos ejes, donde el primero explica el 62.35% de la varianza y el segundo el 37.65%. El eje 1 representa el gradiente que mejor explica la variación en la composición de los briófitos y este se correlaciona fuertemente con la humedad relativa (-0.980), mientras que el eje 2 se correlaciona con la radiación solar (0.7731).

Las especies *Fissidens* aff. *curvatus*, *E. leucostega* y *Fissidens* aff. *inaequalis* se asociaron con puntuaciones negativas del eje 1, lo que indica una fuerte asociación con hábitats de mayor humedad (VSA), mientras, *E. cultelliforme*, *F. submarginatus* y *Fissidens* aff. *crispus* se asociaron positivamente al eje dos, indicando una mayor frecuencia en hábitats con alta radiación solar (SSP). Por otra parte, BG se asocia negativamente al eje dos, indicando niveles bajos de radiación solar.

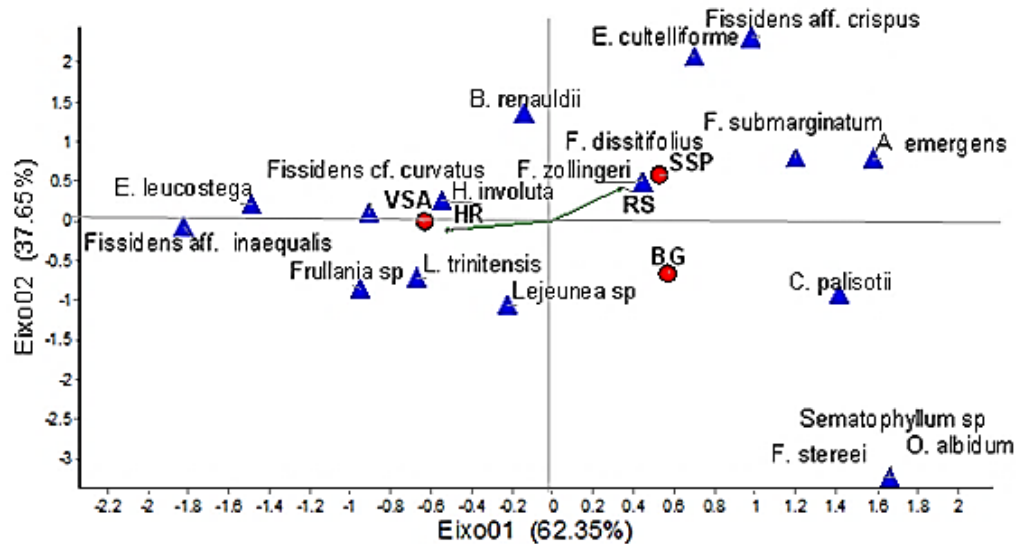
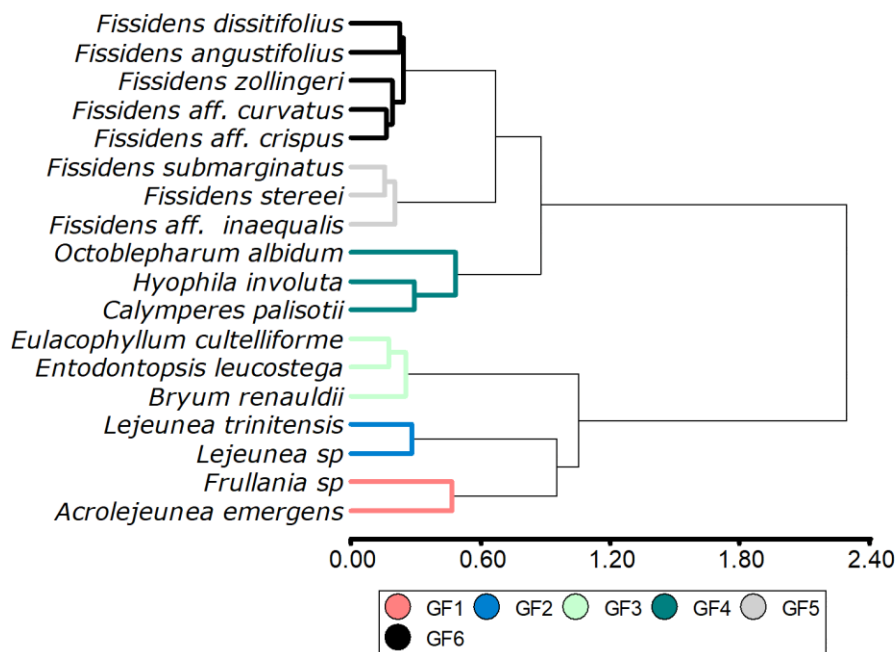


Figura 6. Relación de las especies de briófitos con las variables ambientales y las coberturas (BG: bosque de galería, SSP: sistema silvopastoril, VSA: vegetación secundaria alta, RS: radiación solar, HR: humedad relativa).

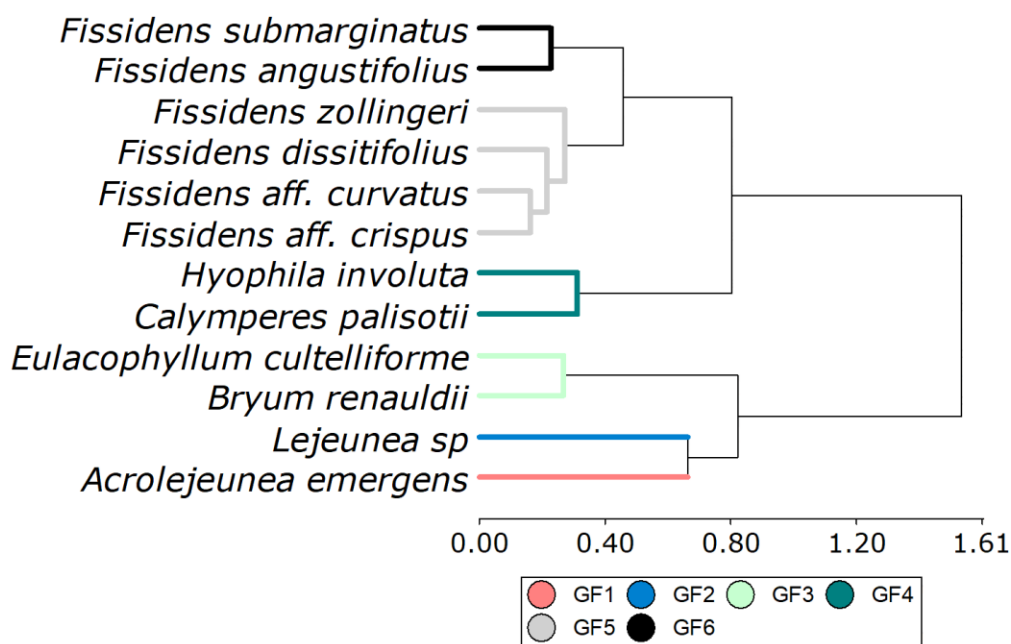
Grupos funcionales. Para el área de estudio se identificaron seis grupos funcionales de briófitos (correlación cofenética= 0.772) (Fig. 7a) y para las coberturas se definieron seis en SSP (0.798) (Fig. 7b), cinco en BG (0.940) (Fig. 7c) y siete en VSA (0.789) (Fig. 7d).

Los grupos funcionales de briofitos se diferencian significativamente ($p < 0.0001$), con respecto a los rasgos cuantitativos: largo y ancho del filidio y ancho del tallo, tanto en el área de estudio como en cada una de las

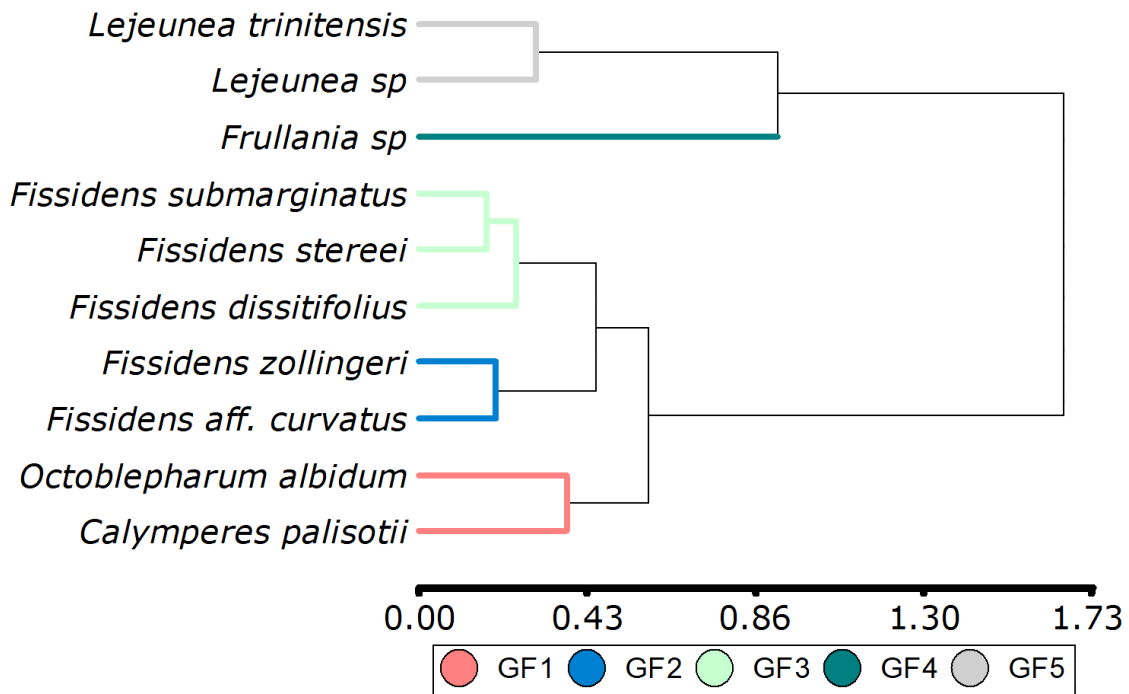
coberturas (Anexo 1). Las variables categóricas, hialodermis, base amplexante e imbricación de los filidios, también permitieron la separación de los grupos al mostrar asociaciones estadísticamente significativas ($p < 0,05$) a excepción de la cobertura VSA $p = 0.1247$ (Anexo 2).



SSP



BG



VSA

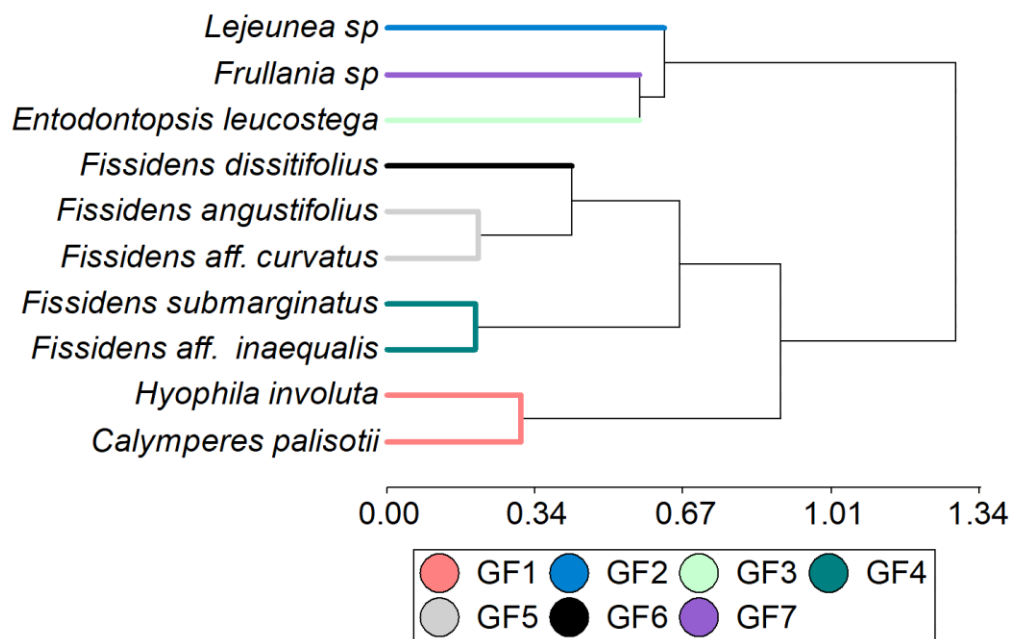


Figura 7. Grupos funcionales de briófitos, en el área de estudio y en cada cobertura (BG, SSP y VSA) a partir de rasgos foliares (LF, AF, IF y BA) y de tallo (AT y HIA) asociados a la regulación hídrica.

El rasgo funcional ancho del filidio (-1.25) es el que presenta mayor peso discriminante sobre el eje uno (66.61%), permitiendo separar los grupos funcionales uno y dos (valores altos de AF) de los demás grupos., mientras que largo del filidio(29.56) es la variable que recibe mayor peso discriminante Sobre el eje dos (0.61) %) permitiendo separar el grupo funcional cuatro (mayor longitud del filidio) de los demás (Fig. 8).

Con una inercia del 65.23% el primer eje separa los GF 1 y 2 de los grupos 3,4,5 y 6. Las especies de briofitos con filidios imbricados se asocian al GF1 y las que presentan hialodermis al GF2. En la parte izquierda del eje se encuentran los GFs 4, 5 y 6 ubicados en el mismo punto al estar asociados a especies con presencia de base amplexante (el rasgo largo del filidio es lo que los diferencia como grupos funcionales) (Fig. 9).

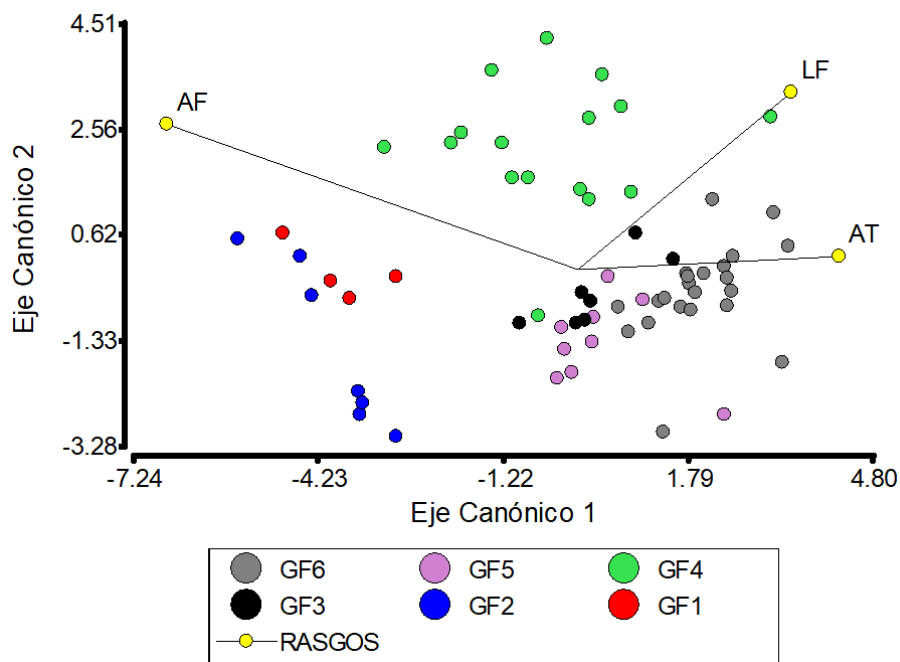


Figura 8. asociación de los rasgos cuantitativos con los grupos funcionales.

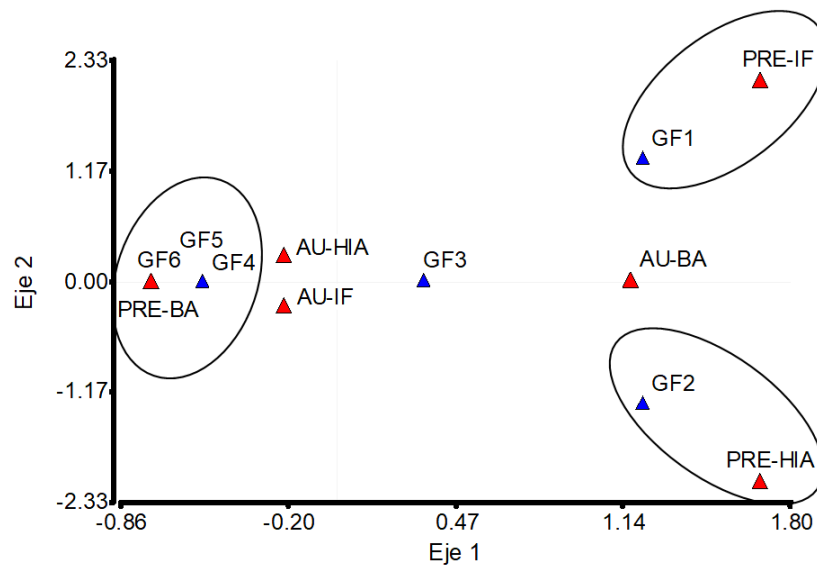


Figura 9. Asociación de los rasgos cualitativos con los grupos funcionales.

La frecuencia de los grupos funcionales de briófitos varía entre las coberturas. Para el GF1 la frecuencia es mayor en bosque de galería y sistema silvopastoril, mientras que los grupos GFs 2 y 3 son más frecuentes en vegetación secundaria alta. Los GFs 4 y 5 están mejor representados en bosque de galería y el GF6 presenta la mayor frecuencia en sistemas silvopastoril (Fig. 10)

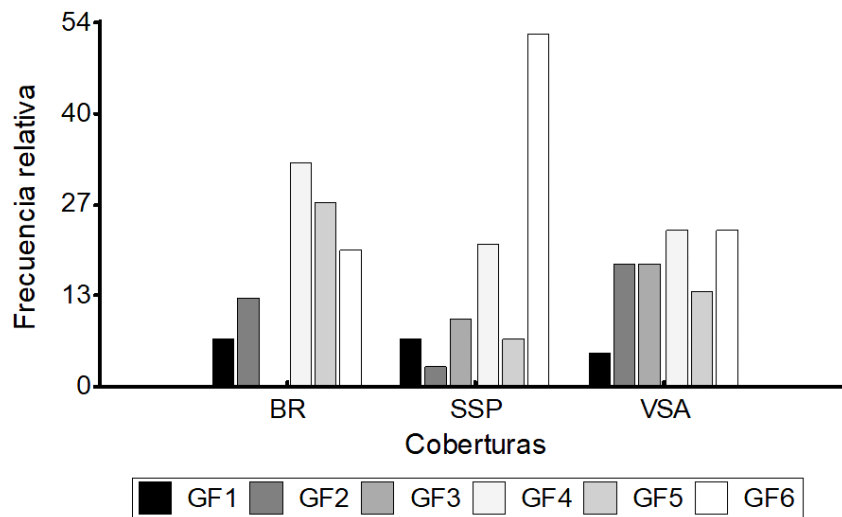


Figura 10. Frecuencia relativa de cada grupo funcional en las coberturas de estudio. BG: bosque de galería, SSP: sistema silvopastoril, VSA: vegetación secundaria alta.

DISCUSIÓN. La diversidad y distribución de los briófitos en el bosque seco, está ligada a las adaptaciones fisiológicas y morfológicas de las especies, que les permiten tolerar las épocas de menor humedad, la radiación solar y el efecto secante del viento (29). En este trabajo se reportan 19 especies de briófitos, en tres coberturas (BG, SSP Y VSA) de un bosque seco tropical en el departamento de Córdoba, lo que representa una menor riqueza, comparado con otros estudios para la costa Caribe colombiana, en donde registran 31 especies en bosques de galería y 63 especies en bosques primarios (15, 16); de estas especies solo seis se comparten con este estudio.

La brioflora en los bosques secos y zonas xerofíticas y subxerofíticas de Colombia, está constituida mayoritariamente por musgos (Gradstein et al. 2001), de la familia Fissidentaceae (29, 30, 31), lo que puede deberse a las adaptaciones morfológicas que este taxón posee, ya que sus hojas dísticas y la lámina vaginante que presenta, le permiten desarrollarse en ambientes con variaciones drásticas de humedad y lugares donde el agua es limitada por épocas (15). Las hepáticas también constituyen un alto porcentaje de la brioflora del bosque seco, representadas por algunas especies de Lejeuneaceae, las cuales crecen principalmente como epífitas y en general son clasificadas como tolerantes a la luz directa, debido a que tienen características morfológicas que les proporcionan una alta capacidad para resistir las condiciones ambientales que causan la desecación (32)

Las coberturas boscosas albergan una alta diversidad de briófitos, sin embargo, cuando sufren alteraciones en la estructura forestal y condiciones microclimáticas, esa diversidad se reduce, en comparación con los bosques maduros (33), llegando incluso a ser similar a la de áreas expuestas, debido, principalmente al reemplazo de briófitos sensibles a la desecación extrema (tolerantes a la sombra) por aquellas más resistentes a las variaciones ambientales (tolerantes al sol y generalistas) (34). En este estudio, la riqueza de briófitos (q_0) no varía significativamente entre las coberturas, lo que podría indicar que las especies registradas se desarrollan en una amplia gama de condiciones ambientales; por el contrario, en términos de diversidad para los órdenes q_1 y q_2 , el número efectivo de especies en VSA es menor a los registrados en BG y SSP, debido, a la marcada dominancia de *Fissidens* aff. *curvatus* en esta cobertura (30 registros), asociada a un mayor grado de humedad y sombra.

En los trópicos temporalmente secos, los bosques ribereños y otros tipos de vegetación de agua dulce son los más ricos en briófitos (35). Sin embargo, esto no concuerda con lo registrado en este estudio, posiblemente por la alta discontinuidad en la estructura forestal y la escasa cobertura de la vegetación vascular en algunas áreas, producto de la tala selectiva y la entrada del ganado vacuno (14).

Los pastizales son extremadamente pobres en briófitos (36), debido a que están afectados directamente por el macroclima regional, con predominio de altas temperaturas, alta radiación solar y baja humedad ambiental; sin embargo, estudios como los realizados por Gradstein (2010) (34), reporta una brioflora bastante rica, con 30-35% menos especies que las encontradas en el bosque primario adyacente. Esto puede deberse a la presencia de árboles remanentes en los pastizales, los cuales, por su gran tamaño, diámetro y ancho de la copa, crean condiciones microclimáticas favorables para el establecimiento y desarrollo de los briófitos, y en este sentido cumplen un papel importante en la conservación de la biodiversidad en áreas donde los bosques han sido transformados. Por otra parte, la cercanía entre pastizales y fragmentos de bosque también puede influir en el aumento de la diversidad de estos organismos, debido a la migración de propágulos a zonas adyacentes del bosque (37).

Los resultados registrados en cada una de las coberturas, conllevan a considerar que las variables ambientales no tienen un efecto significativo sobre la composición de briófitos (15), lo que concuerda con el análisis de correspondencia canónica, donde se evidencia que el gradiente ambiental no es lo suficientemente fuerte para actuar como un filtro y hacer que las especies difieran significativamente entre las coberturas. Lo anterior puede ser explicado por las características propias del bosque seco, ya que este presenta un extenso periodo seco y árboles con dosel bajo y abierto, que resulta en una estratificación microclimática deficiente. Por tanto, cualquier organismo del bosque seco debe poseer adaptaciones a la deficiencia hídrica y a los niveles altos de luz, que puedan hacerlos más tolerantes a las consecuencias microclimáticas de la alteración del dosel (38).

La riqueza y composición de briófitos se puede ver favorecida por la disponibilidad de sustratos (11). En este estudio, los sustratos se distribuyeron de manera similar en las coberturas, a excepción del epilítico que no se registra en BG. La mayor concentración de especies se presenta en la corteza de los árboles, principalmente sobre las raíces aflorantes y la base del árbol (0-50m), debido a que representan los

hábitats más húmedos y sombreados para las epífitas (35). De acuerdo con Dauphin (1999) (39), la mayoría de los bosques tropicales están dominados por especies cortícolas, y según Pocs (1982) (35) y Santos y Aguirre (2010) (31), la colonización de este sustrato es una adaptación hacia la utilización del agua como recurso sobrante en las plantas hospedadoras. Contrario a lo anterior, Dauphin et al (2005) (14) mencionan que, en bosques secos de Costa Rica, el suelo, los troncos caídos y las rocas son los hábitats briofíticos más importantes, debido a que juegan un rol especial en la retención de agua, permitiéndoles soportar las largas estaciones secas.

La materia orgánica en descomposición constituye el segundo sustrato más utilizado por los briófitos, principalmente en VSA, debido a que la celulosa y la lignina, en proceso de descomposición, presentan un alto contenido de humedad en áreas boscosas, por lo que, ofrecen un sustrato especializado física y químicamente para los briófitos epixílicos (35). Por otra parte, el 79% de los briófitos colonizan más de un tipo de sustrato, evidenciando así la amplitud ecológica de las especies y su capacidad para desarrollarse en diferentes sustratos.

Grupos funcionales. Se identificaron seis grupos funcionales de briofitos, producto de un conjunto multivariado de seis rasgos funcionales foliares y de tallo, considerados de importancia ecológica por su relación con el proceso de regulación hídrica. Los rasgos anchos del tallo, largo y ancho del filidio, presencia de hialodermis e imbricación de filidios, son los que mejor explican la separación de los grupos funcionales.

Los grupos funcionales uno y dos se diferencian de los demás por presentar los valores más altos para ancho del filidio, característica que les permite interceptar y absorber mayores cantidades de agua. A su vez el grupo funcional uno conformado por las hepáticas *Acrolejeunea emergens* y *Frullania* sp. se caracterizan por presentar filidios fuertemente imbricados, los cuales, al estar sobrepuestos forman una serie de cámaras interconectadas y canales capilares que mejoran la conducción externa del agua, mientras que, el grupo funcional dos constituido por especies del género *Lejeunea* evidencian la presencia de células grandes, hialinas y con alta capacidad para almacenar agua en el tallo (hialodermis) (40).

Otras características funcionales en el proceso de regulación hídrica, son las que caracterizan al GF3 conformado por las especies *Eulacophyllum culteliforme*, *Entodontopsis leucostega* y *Bryum renauldii*, agrupadas principalmente por presentar filidios lanceolados y cóncavos que le

permiten almacenar agua en la base de sus hojas. Por otra parte, *Calymperes palisotii*, *Hyophila involuta* y *Octoblepharum albidum* (GF4) representan el grupo funcional con mayor área foliar al presentar los valores más altos para ancho y largo del filidio, permitiéndoles así interceptar y almacenar grandes cantidades de agua (40). Otras características de las especies de este grupo son el enrollamiento de las hojas que presenta *H. involuta* y *C. palisotii* como estrategia para evitar la pérdida de agua, las células hialinas en la base del filidio de *C. palisotii* y *O. albidum* que actúan como reservorios de agua, y las células especializadas (hialocistos) de las hojas de *O. albidum*, que participan en el almacenamiento y conducción del agua a través de los poros ubicados en sus paredes internas (41).

Por último, los grupos funcionales cinco y seis conformados por especies del género *Fissidens*, se caracterizan por presentar hojas dísticas con láminas vaginantes que se doblan sobre sí mismas, formando bolsas que retienen agua (5), estos grupos difieren entre sí por el tamaño de sus filidios (GF5 con mayor longitud). A diferencia de los demás grupos, el GF6 presenta mayor redundancia funcional, al estar conformado por diferentes especies que cumplen la misma función ecológica, lo que le permite una mayor resiliencia funcional en caso de que ocurra una perturbación.

Los grupos funcionales de briófitos identificados en esta investigación, se distribuyen uniformemente entre las coberturas, a excepción del GF3 que no se encontró en bosque de galería, lo cual podría indicar, una mayor sensibilidad de estas especies ante fenómenos de alteración provocados por tala selectiva y ganadería. La heterogeneidad del hábitat, junto con un mayor grado de humedad y sombra que pueden influenciar la frecuencia con la que los grupos funcionales se desarrollan en los diferentes hábitats; lo anterior se ve reflejado en una mayor asociación de los GF con las coberturas BG y VSA. Solo el GF6 presenta mayor frecuencia en SSP, lo que podría obedecer a una mayor capacidad de adaptación a condiciones que exigen alta eficiencia hídrica expresada en rasgos que contribuyan a tolerar o evadir la época seca.

En conclusión, la disponibilidad de sustratos para los briófitos en las diferentes coberturas, muestra similitud, salvo por la ausencia del epilítico en BG, contrasta con la predicción planteada, que en coberturas con alta luminosidad y baja humedad (SSP), la disponibilidad de microhábitats (sustratos) sería menor y por ende su diversidad, que tampoco se dio

porque estadísticamente la diversidad no presenta variación significativa en las coberturas ($p=1$).

La riqueza de grupos funcionales asociados a la regulación hídrica varía entre las coberturas. En SSP la riqueza es menor respecto a VSA y mayor a BG, por ende, los resultados no evidencian con claridad que las coberturas con mayor radiación solar y menor humedad presenten menor riqueza, pero si menor frecuencia y variación en la composición, principalmente comparado con BG.

Agradecimientos. A la Universidad de Córdoba por la formación académica recibida y por haber financiado esta investigación, la cual fue realizada en el marco del proyecto de Diversidad funcional en fragmentos de bosque seco tropical del departamento de Córdoba: Bases para la conservación y manejo de un ecosistema amenazado. A mis directores Merly Yenedith Carrillo Fajardo y Jorge Enrique Gil Novoa por su apoyo, paciencia y confianza en la realización de esta investigación. A los jurados Juan Carlos Linares Arias y María Eugenia Morales Puentes por los aportes realizados en este trabajo. A Angie Almanza, Luis Llanos y Duván Bassa por su participación en el trabajo de campo.

Bibliografía.

- (1). Holz I, Gradstein R. Cryptogamic epiphytes in primary and recovering upper montane oak forests of Costa Rica – species richness, community composition and ecology. *Plant Ecology*, 2005. 178: 89-109. [consultado 18 abril 2020]; doi: 10.1007/s11258-004-2496-5.
- (2). Benitez A. Efectos de la alteración antrópica en bosques tropicales sobre la diversidad de organismos epífitos (líquenes y briófitos). (Tesis de doctorado). Ecuador: Universidad Rey Juan Carlos; 2016.
- (3). Sastre de Jesús I. Ecología de briófitos en América Latina: De presuposiciones florísticas a la práctica ecológica. En: Rangel JO, J Aguirre, MG Andrade & D Giraldo-Cañas, editores. *Memorias del VIII Congreso Latinoamericano y II Colombiano de Botánica*. Bogotá, Colombia: Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia; 2004. 125-133.

- (4). Merchán J, Herrera J, Delgado M. Retención de agua en musgos de páramo de los municipios de Siachoque, Toca y Pesca (Boyacá). *Revista Colombiana de Ciencias Hortícolas*. 2011. 5(2): 295-302. [consultado 18 abril 2020]; doi: <http://dx.doi.org/10.17584/rcch.2011v5i2.1275>.
- (5). Aguirre J. Diversidad y riqueza de musgos y líquenes en Colombia: generalidades y metodología. En: Rangel O, editor. *Colombia diversidad biótica VI: riqueza y diversidad de los musgos y líquenes en Colombia*. 1ra ed. Bogotá-Colombia: Instituto de Ciencias Naturales; 2008. 1-17.
- (6). Pizano C, García H, editores. *El bosque seco tropical en Colombia*, 1ra ed. Bogotá, D.C; Colombia: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH); 2014. 228-251.
- (7). Pennington T, Lavin M, Oliveira F. Woody plant diversity, evolution, and ecology in the tropics: perspectives from seasonally dry tropical forest. *Annu Rev Ecol Evol Syst*. 2009. 40:437-57. [consultado 5 jun 2020]; doi: 10.1146/annurev.ecolsys.110308.120327
- (8). García H, Corzo G, Isaacs P, Etter A. Distribución y estado actual de los remanentes del bioma de bosque seco tropical en Colombia: insumos para su gestión. En: Pizano C, García H, editores. *El bosque seco tropical en Colombia*, 1ra ed. Bogotá, D.C; Colombia: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH); 2014. 228-251.
- (9). Santos T, Tellería JL. Pérdida y fragmentación del hábitat: Efecto sobre la conservación de las especies. *Ecosistemas*. 2006. 15(2):3-12. [consultado 15 abril 2020]. <http://www.revistaecosistemas.net/articulo.asp?Id=423>
- (10). Fahrig L. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annu Rev Ecol Evol Syst*. 2003. 34:487-515. [consultado 15 abril 2020]; doi: 10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419
- (11). Rovere A, Calabrese G. Diversidad de musgos en ambientes degradados sujetos a restauración en el Parque Nacional Lago Puelo (Chubut , Argentina). *Rev chil hist nat*. 2011. 84(4): 571-580.

[consultado 15 abril 2020]; <http://dx.doi.org/10.4067/S0716-078X2011000400009>

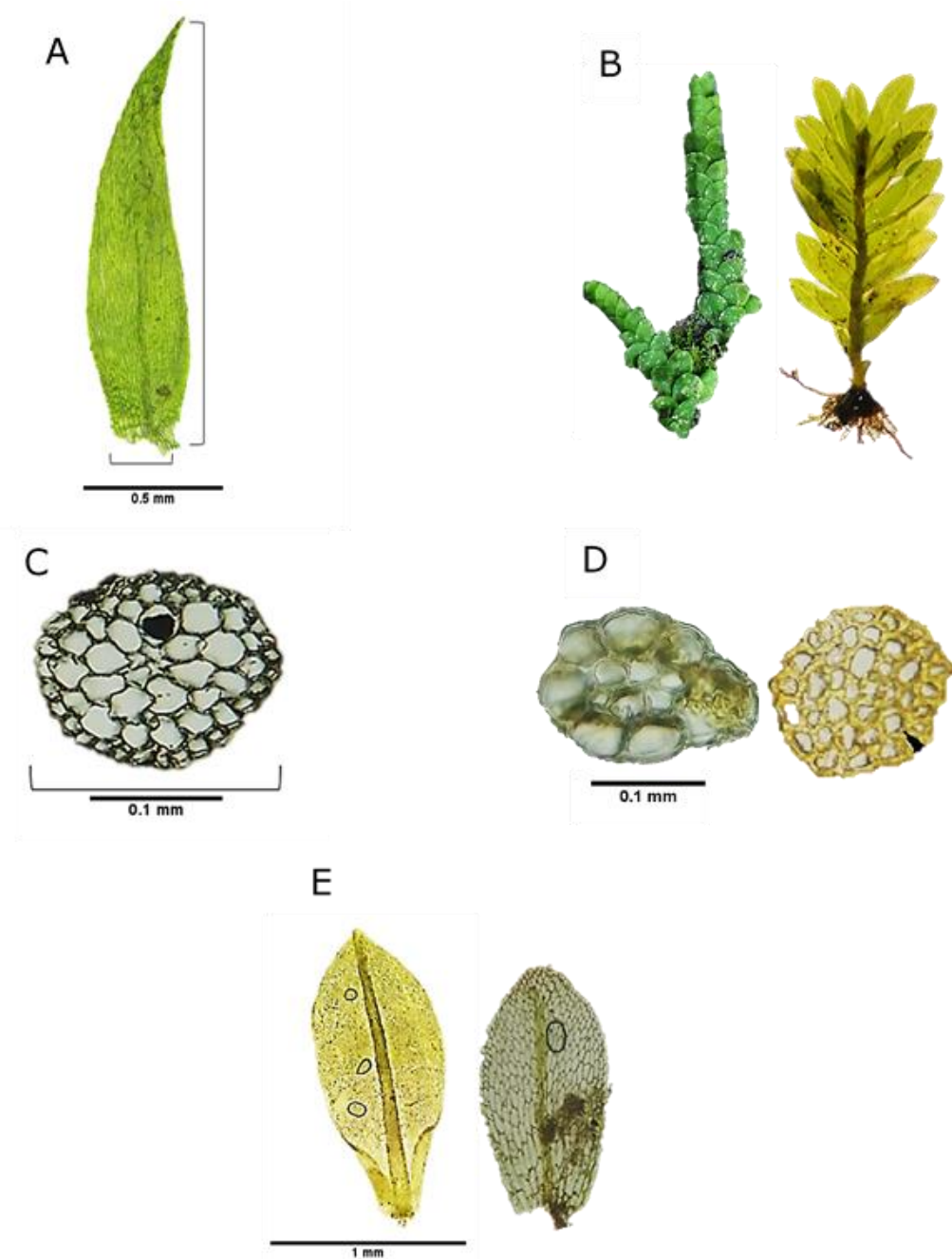
- (12). Ballesteros J, Pérez J. Diversidad funcional: un aspecto clave en la provisión de servicios ecosistémicos. *Rev colombiana Cienc Anim.* 2016. 8(1): 94-111. [consultado 15 abril 2020]; <https://revistas.unisucra.edu.co/index.php/recia/article/view/232/273>
- (13). Díaz S, Cabido M. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *Journal of vegetation Science.* 1997. 8(4): 463-474.
- (14). Dauphin L, Grayum G, Michael H. Bryophytes of the Santa Elena Peninsula and Islas Murciélagos, Guanacaste, Costa Rica, with special attention to neotropical dry forest habitats. *Lankesteriana International Journal on Orchidology*, 2005. 5(1): 53-61. [consultado 15 abril 2020]; <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=44339807005>
- (15). García S, Basilio H, Herazo F, Mercado J, Morales M. Diversidad de briófitos en los Montes de María, Colosó (Sucre-Colombia). *Colombia Forestal.* 2016. 19(1): 41-52. [consultado 18 enero 2020]; doi: <http://dx.doi.org/10.14483/udistrital.jour.colomb.for.2016.1.a03>.
- (16). García S, Mercado J. Diversidad de briófitos en fragmentos de bosque seco tropical, Montes de María, Sucre, Colombia. *Revista Mexicana de Biodiversidad.* 2017. 88(4): 824-831. [consultado 18 enero del 2020]; <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2017.10.035>.
- (17). Ramírez B, Solarte V, Ramírez P. Musgos del valle seco del Patía, suroccidente de Colombia: riqueza, ecología y biogeografía. *Biota colombiana.* 2018 19(2): 2-11. [consultado 20 febrero 2020]; doi: 10.21068/c2018.v19n02a01
- (18). Benitez A, Aragon G, Prieto M. Large trees and dense canopies: Key factors for maintaining high epiphytic diversity on trunk bases (bryophytes and lichens) in tropical montane forests. *Forestry.* 2015. 88(5): 521-527. [consultado 20 agosto 2020]; doi:10.1093/forestry/cpv022

- (19). Ballesteros J. Efecto del manejo silvopastoril y convencional de ganadería extensiva sobre el ensamblaje de murciélagos asociados a fragmentos de bosque seco tropical en Córdoba, Colombia. (Tesis de doctorado). Colombia: Universidad Javeriana; 2015.
- (20). Rangel O, Arellano H. Clima del departamento de Córdoba. En: Rangel O, editor. Colombia diversidad biótica IX: Ciénagas de Córdoba: Biodiversidad-Ecología y manejo ambiental. 1ra ed. Bogotá: Instituto de Ciencias Naturales; 2010. 1-13
- (21). Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales (IDEAM). Leyenda Nacional de Coberturas de la Tierra. Metodología CORINE Land Cover adaptada para Colombia Escala 1:100.000. Bogotá, D. C; IDEAM; 2010.
- (22). Johansson D. Ecology of vascular epiphytes in West African rain forest. (Tesis de doctorado). Suecia: Universidad de Uppsala; 1974.
- (23). Schneider CA, Rasband WS, Eliceiri KW. NIH Image to ImageJ: 25 años de análisis de imágenes, Nature Methods. 2012. 9: 671-675. [consultado 18 nov 2019]; <https://doi.org/10.1038/nmeth.2089>.
- (24). Chao A, Gotelli N, Hsieh T, Sander E, Ma K, Colwel R, Ellison A. Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. Ecological Monographs. 2014. 84(1): 45–67.
- (25). Ma KH, Hsieh TC. INEXT (Interpolación y EXTrapolación) en línea. 2016. Programa y guía del usuario. http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software_download/.
- (26). Hsieh T, Ma K, Chao A. iNEXT: un paquete R para la rarefacción y extrapolación de la diversidad de especies (números de Hill). Methods in Ecology and Evolution (MEE). 2016. 7: 1451–1456.
- (27). Di Rienzo J, Casanove F, Balzarini M, Gonzalez L, Tablada M, Robledo CW. InfoStat versión 2009. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba; 2009.

- (28). Shepherd G. FITOPAC. Versão 2.1. Campinas, SP: Departamento de Botânica, Universidade Estadual de Campinas - UNICAMP. 2010.
- (29). Pinzón M, Linares E. Diversidad de líquenes y briófitos en la región subxerofíticas de la Herrera, Mosquera (Cundinamarca-Colombia). I riqueza y estructura. *Caldasia*. 2006. 28(2): 243-257. [consultado 18 nov 2019]; www.unal.edu.co/icn/publicaciones/caldasia.htm
- (30). Aguirre J, Avendaño K. Musgos de la región Caribe. En: Rangel O, editor. Colombia diversidad biótica VI: riqueza y diversidad de los musgos y líquenes en Colombia. 1ra ed. Bogotá-Colombia: Instituto de Ciencias Naturales; 2008. p. 1-17.
- (31). Santos G, Aguirre J. Los musgos de la región de las Quinchas (Magdalena medio, Colombia). *Caldasia*. 2010. 32(2): 257-273. [consultado 18 nov 2019]; <https://www.jstor.org/stable/23641933>
- (32). Uribe J, Gradstein R. Estado del conocimiento de la flora de hepáticas en Colombia. *Rev Acad Colomb Cienc*. 1999. 23(87): 315-318 [consultado 3 jun 2020].
- (33). Gradstein R, Sporm G. Land-use change and epiphytic bryophyte diversity in the Tropics. *Nova Hedwigia, Beiheft*. 2010. 138: 311-323. [consultado 5 jul 2020].
- (34). Acebey A, Gradstein R, and Thorsten K. Species richness and habitat diversification of bryophytes in submontane rain forest and fallows of Bolivia. *Journal of tropical ecology*. 2003. 9-18. [consultado 25 jul 2020]; http://journals.cambridge.org/abstract_S026646740300302X
- (35). Pocs T. Tropical forest bryophytes. En Smith A. editor. *Bryophyte ecology*. New York. Springer Science & Business Media. 2012.
- (36). Gradstein R, Churchill S, Salazar N. Guide to the bryophytes of Tropical America New York. The New York Botanical Garden Press. Vol 86. 2001.

- (37). Wolf J. Diversidad y ecología de comunidades epifíticas en la cordillera Central, Colombia. En: Hammen T y Santos A, editores. Studies on Tropical Andean Ecosystems. Bogota. IGAC, ICN, Universitei van Amsterdam; 2003.
- (38). Werner F, Gradstein R. Diversity of dry forest epiphytes along a gradient of human disturbance in the tropical Andes. Journal of Vegetation. 2009. 20. [consultado 5 Sep 2020]; doi: 10.3170/2008-8-18466.
- (39). Dauphin G. Bryophytes of Cocos Island, Costa Rica: diversity, biogeography and ecology. Rev Biol Trop. 1999. 47(3): 309-328.
- (40). Glime J. Water Relations: Conducting Structures Chapt. 7-1. En: Glime J. Bryophyte ecology. Volume 1. Michigan Technological University and the International Association of Bryologists. 2017.
- (41). Frahm J, Pócs T, O'shea B, Koponen T, Piipo S, Enroth J, ... Fang Y. Manual of briology tropical. Briology tropical. 2003.

Anexos.



Anexo 1. Rasgos funcionales de los briófitos. A. Largo y ancho del filidio. B. Presencia y ausencia de filidios imbricados. C. Ancho del tallo. D. Presencia y ausencia de hialodermis. E. Presencia y ausencia de base amplexante.

Anexo 2. Valores promedio de los rasgos calculados, de acuerdo a los valores obtenidos de las especies dentro de cada grupo funcional y análisis de la varianza multivariado (Lawley-Hotelling).

	GF	S	LF	AF	AT	P<0.000 1
Área de estudio	GF1	2	0.61±0.10	0.57±0.06	0.13±0.01	D
	GF2	2	0.43±0.22	0.40±0.18	0.07±0.03	C
	GF3	3	1.01±0.20	0.33±0.04	0.13±0.02	E
	GF4	3	1.63±0.37	0.57±0.12	0.16±0.02	A
	GF5	4	0.82±0.20	0.25±0.07	0.11±0.03	E
	GF6	4	1.14±0.27	0.27±0.06	0.15±0.02	B
SSP	GF1	1	0.69±0.08	0.60±0.08	0.13±0.01	D
	GF2	1	0.25±0.00	0.26±0.00	0.04±0.00	E
	GF3	2	0.93±0.23	0.33±0.04	0.13±0.03	F
	GF4	2	1.58±0.25	0.61±0.06	0.16±0.02	A
	GF5	4	1.09±0.26	0.27±0.05	0.14±0.02	B
	GF6	2	0.74±0.29	0.20±0.08	0.16±0.02	C
BG	GF1	1	1.3±0.3	0.45±0.09	0.14±0.02	E
	GF2	1	2.39±0	0.37±0	0.13±0	D
	GF3	5	0.97±0.17	0.27±0.05	0.13±0.03	C
	GF4	1	0.54±0	0.52±0	0.12±0	B
	GF5	2	0.25±0.07	0.25±0.08	0.05±0.01	A
VSA	GF1	2	1.8±0.25	0.67±0.05	0.17±0.03	A
	GF2	1	0.57±0.2	0.51±0.16	0.09±0.03	D
	GF3	1	1.07±0.19	0.33±0.05	0.12±0.02	C E
	GF4	2	0.78±0.11	0.24±0.03	0.1±4.7E-03	E
	GF5	2	1.26±0.09	0.26±0.02	0.14±0.01	B
	GF6	1	1.55±0	0.41±0	0.18±0.00	BC
	GF7	1	0.55±0	0.57±0	0.13±0.00	D

± Error estándar; ** Letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0.05$). GF: grupos funcionales; S: número especies; LF: Largo del Filidio; AF: Ancho del Filidio; AT: Ancho del Tallo.

Anexo 3. Riqueza por tipo funcional y categorías de rasgo y resultados del análisis de tablas de contingencia

	Rasgo	Atributo	S	GF1	GF2	GF3	GF4	GF5	GF6	GF7	P
Área de estudio	HIA	1	2	0	2	0	0	0	0	0	0.0029
		0	16	2	0	3	3	3	5	0	
	BA	1	11	0	0	0	3	3	5	0	0.0029
		0	7	2	2	3	0	0	0	0	
	IF	1	2	2	0	0	0	0	0	0	0.0029
		0	16	0	2	3	3	3	5	0	
SSP	HIA	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0.0348
		0	11	1	0	2	2	4	2	0	
	BA	1	8	0	0	0	2	4	2	0	0.0348
		0	4	1	1	2	0	0	0	0	
	IF	1	5	1	0	0	0	4	0	0	0.0348
		0	7	0	1	2	2	0	2	0	
BG	HIA	1	2	0	0	0	0	2	0	0	0.0404
		0	8	1	1	5	1	0	0	0	
	BA	1	7	2	2	3	0	0	0	0	0.0404
		0	3	0	0	0	1	2	0	0	
	IF	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0.0404
		0	9	2	2	3	0	2	0	0	
VSA	HIA	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0.1247
		0	0	2	0	1	2	2	1	1	
	BA	1	0	0	0	0	2	2	1	0	0.1247
		0	1	1	1	1	0	0	0	1	
	IF	1	3	0	0	0	0	2	0	1	0.1247
		0	7	2	1	1	2	0	1	0	

HIA: Hialoderms; BA: Base Amplectante; PA: Papila; COS: Costa; IF: Imbricación de los Filidios

Anexo 4. Composición de grupos funcionales y los rasgos que lo definen en el área de estudio y en cada cobertura.

	Riqueza	GFs	Rasgos	Composición
Área de estudio	6	GF1	IF	<i>Acrolejeunea emergens</i> y <i>Frullania</i> sp.
		GF2	HIA	<i>Lejeunea</i> sp. y <i>Lejeunea trinitensis</i>
		GF3	Filidios largos y angostos	<i>Bryum renauldii</i> , <i>Entodontopsis leucostega</i> y <i>Eulacouphillum culteliforme</i>
		GF4	Altos valores de LF, AF y AT	<i>Calymperes palisotii</i> , <i>Hyophila involuta</i> y <i>Octoblepharum albidum</i>
		GF5	Filidios de tamaño medio, largos y angostos	<i>Fissidens</i> aff. <i>inaequalis</i> , <i>Fissidens streei</i> y <i>Fissidens submarginatus</i>
		GF6	Altos valores para LF	<i>Fissidens</i> aff. <i>crispus</i> , <i>F. dissitifolius</i> , <i>F. angustifolius</i> , <i>F. aff. curvatus</i> y <i>F. zollingeri</i>
SSP	6	GF1	IF, valores altos para AF	<i>Acrolejeunea emergens</i>
		GF2	HIA, menores valores para LF, AF y AT	<i>Lejeunea</i> sp.
		GF3	Filidios de tamaño mediano	<i>Bryum renauldii</i> y <i>Eulacouphillum culteliforme</i>
		GF4	BA, altos valores para LF, AF y AT	<i>Calymperes palisotii</i> y <i>Hyophila involuta</i>
		GF5	Filidios largos y angostos (lanceolados)	<i>Fissidens</i> aff. <i>crispus</i> , <i>F. aff. curvatus</i> , <i>F. dissitifolius</i> y <i>F. zollingeri</i>
		GF6	Filidios de tamaño mediano y tallos anchos	<i>Fissidens angustifolius</i> y <i>F. submarginatus</i>
BG	5	GF1	BA	<i>Calymperes palisotii</i> y <i>Octoblepharum albidum</i>
		GF2	BA	<i>Fissidens</i> aff. <i>curvatus</i> y <i>F. zollingeri</i>
		GF3	BA	<i>Fissidens dissitifolius</i> y <i>F. submarginatus</i> y <i>F. streei</i>
		GF4	IF	<i>Frullania</i> sp.

		GF5	HIA	<i>Lejeunea</i> sp.
				<i>Lejeunea trinitensis</i>
VSA	7	GF1	BA, altos valores para LF, AF y AT	<i>Calymperes palisotii</i> y <i>Hyophila involuta</i>
		GF2	HIA	<i>Lejeunea</i> sp. y
		GF3		<i>Entodontopsis leucostega</i>
		GF4	BA	<i>Fissidens submarginatus</i> y <i>F. aff. inaequalis</i>
		GF5	BA	<i>Fissidens angustifolius</i> y <i>F. aff. curvatus</i>
		GF6	BA	<i>Fissidens dissitifolius</i>
		GF7	IF	<i>Frullania</i> sp.